第 12 卷 第 3 期　　植 物 分 类 学 报　　Vol. XII, No. 3
1974 年 7 月　　ACTA PHYTOTAXONOMICA SINICA　　July, 1974

菰黑粉菌科 (Yeniaceae) 的确认问题*

余 永 年
(中国科学院微生物研究所)

摘 要

菰黑粉菌科 (Yeniaceae) 是刘慎谔 (1949) 根据阎玫玉 (1935) 对菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子** 萌发方式的研究结果而建立的。但是 20 多年来，似还没有得到有关工作者的承认，主要是由于黑粉菌冬孢子萌发方式受环境因素的影响很大，性状不太稳定的缘故。为了确认此科建立的必要性和合理性，在前人研究的基础上，对菰黑粉菌冬孢子的萌发方式和条件作了进一步的研究。结果表明：菰黑粉菌冬孢子在形态上和生理上几乎同时成熟，孢子形成后便可立即大量萌发。冬孢子的存活力较短暂，在室温下 10 个月完全丧失萌发力。

菰黑粉菌冬孢子在 9—33℃ 下均能萌发，萌发的适温范围为 24—30℃，30℃ 下 8 小时便开始萌发。孢子在 pH 2.0—11.0 均能萌发，以 pH 3.5—7.0 较好，最适 pH 为 4.0—5.0。合成培养基和植物性煎汁培养基有利于孢子的萌发，在动物性煎汁培养基和缺乏养料的蒸馏水培养基上萌发较差。冬孢子在完全光照和完全黑暗下均能萌发。孢子萌发时对氧的需要量不大，纯氧或过量的氧对萌发似有抑制作用。菰黑粉菌这种对萌发条件要求不严格的特性，表明它具有广泛的适应性和顽强的生命力。这种特性是它在长期历史发展过程中所形成的，也是长期人工选择和自然选择的结果。对这些生物学性状的了解，为在生产实践上争取茭白的丰产奠定了理论基础。

温度、光照、氢离子浓度、营养条件和氧的供应，对菰黑粉菌冬孢子的萌发方式有一定的影响，特别是对孢子原菌丝影响较大。但是对短的无隔担子原菌丝影响却不大，一般都没有引起形态上的较大改变。刘慎谔 (1949) 根据这一性状所建立的菰黑粉菌属 (*Yenia*) 和菰黑粉菌科 (Yeniaceae)，是有一定根据的，似应给予承认。

本文还对黑粉菌目的演化和分科问题进行了讨论。

在自然界黑粉菌绝大多数都是植物寄生菌，只有少数在土壤、海水、腐木和积雪中营腐生生活 (Bandoni 等, 1972; Banno, 1967; Fell 等, 1969)。它的经济意义不仅在于它们是人类主要粮食作物毁灭性病害的病原菌，而且对人类和动物也常引起毒害和疾病 (Fischer 等, 1957)。但是，菰黑粉菌却是一个例外。

菰黑粉菌是一种寄生在菰 [*Zizania caduciflora* (Turcz.) Hand.-Mazz.] 上并使它顶茎基部膨大、幼嫩时菌瘿(即茭白)可供食用的黑粉菌。此菌原产于我国，现广泛分布于越

* 于积厚同志参加部分实验工作。

** 黑粉菌的主要繁殖器官，即其特有的孢子，曾经有过各种名称(如芽孢、休眠孢子、黑粉孢子、焦孢子、厚垣孢子及冬孢子等)。许多黑粉菌工作者，长期以来，对黑粉菌的孢子多使用"厚垣孢子" (chlamydospore) 这一名称。但是真正的厚垣孢子是无性的，并同无性孢子一样萌发。而黑粉菌的厚垣孢子起初是双核的，后来变为 2 倍体的单核，在萌发时 2 倍体核发生一次减数分裂，这是有性孢子的特点。黑粉菌的孢子在形成方式上、生活史功能上及萌发方式上都与锈菌的冬孢子相似，所以，把黑粉菌的孢子称为"冬孢子" (teliospore) 似较恰当。

南、日本等亚洲东南部。菰在我国，南自台湾，北至黑龙江省均有分布，尤以长江流域以南多水泽池沼的浅水地方更为普遍。茭白一向作为蔬菜供应市场。

茭白在我国栽培的历史相当悠久，据吴耕民等（1940）考证，我国《尔雅》（约在 2000 年以前）、《广雅》等古籍中均有记载。而西方迟至 19 世纪末，Hennings（1895）才把在越南河内菜市上发现的茭白命名为 *Ustilago esculenta* P. Henn.。同年宫部金吾（Miyabe, 1895）报告了此菌的结构和它在日本的经济用途。堀正太郎（Hori, 1907）将从我国台湾和日本采集的此菌进行了萌发实验，他虽曾观察到冬孢子萌发方式的特征，指出这种萌发方式与长黑粉菌 [*Ustilago longissima* (Sow.) Tul.] 和芦苇黑粉菌（*U. grandis* Fr.）很相似，并认为这 3 个种应同属于原黑粉菌属（*Proustilago* Bref.），可是他对此菌的这一特点在黑粉菌分类上的意义还缺乏足够的重视。

阎玫玉（1935）对此菌冬孢子的萌发在胡萝卜汁、马铃薯汁、灭菌水和蔡氏葡萄糖明胶培养基上进行了比较详细的研究，指出它在萌发时常先生出一个短的无隔原菌丝，称之为担子原菌丝（basidio-promycelium），而后于其上顶生 1—4 个具隔的孢子原菌丝（conidio-promycelium）[1]，从这种孢子原菌丝上再先后旁生 1—2 回次生孢子原菌丝或担孢子。这种次生孢子原菌丝还能再生二回担孢子。担孢子多作酵母状芽殖（图 1）。

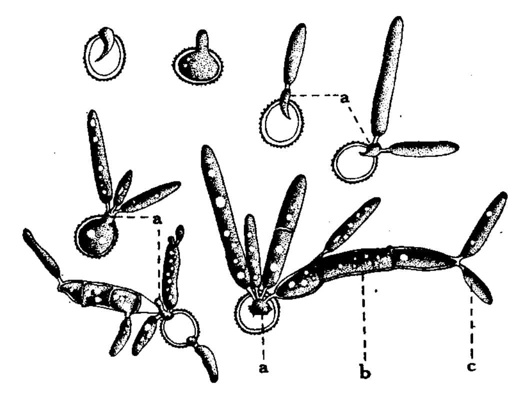


图 1　菰黑粉菌（*Yenia esculenta*）冬孢子在胡萝卜汁中的萌芽情况：
a. 担子原菌丝；　b. 孢子原菌丝；
c. 担孢子（根据阎玫玉，1935）。

Mundkur 等（1946）认为菰黑粉菌与疣黑粉菌属（*Melanopsichium* Beck）孢子堆形成的过程相同，把它改名为 *Melanopsichium esculenta* (P. Henn.) Mundk. et Thir.。他们的这种转属得不到人们的承认是容易理解的，因为二者在孢子形成的部位、孢子堆的结构和孢子萌发方式等各方面都迥然不同。

刘慎谔（1949）根据阎玫玉（1935）对此菌冬孢子萌发方式的研究结果，认为它和黑粉菌科、腥黑粉菌科不同，据此而建立一个新属，即以菰黑粉菌为模式种，建立了菰黑粉菌属（*Yenia* Liou），并将此菌改名为 *Yenia esculenta* (P. Henn.) Liou。同时将 O. Brefeld, S. Ito 和 P. A. Saccardo 所记述的，与此菌冬孢子萌发方式相似的另外 7 种黑粉菌也转入此属，建立了一个新科——菰黑粉菌科（Yeniaceae）。他还将原来属于黑粉菌科（Ustilaginaceae）的丝黑粉菌属（*Farysia* Racib.）也转入此科。

本科的发表虽已 20 多年，似还没有得到真菌分类学工作者的承认。不少人认为环境因素对黑粉菌冬孢子萌发方式的影响很大：如泡状黑粉菌（*Ustilago bullata* Berk.）的冬孢子，在 20℃ 下萌发时，产生双细胞的担孢子；但在 25℃ 时，则在 4 个细胞的原菌丝上形成顶生及侧生的、花药黑粉菌 [*U. violacea* (Pers.) Rouss.] 型的担孢子（Hüttig, 1931）。小麦条黑粉菌（*Urocystis tritici* Körn.）在 10—17℃ 时孢子萌发以直接产生芽管为主，然后

1）刘慎谔（1949）称它为担子孢子杆（basidiosporophore）。

直接形成侵染丝，或生畸形的原菌丝，形成担孢子后再生侵染丝；如用高温（21—22℃）和低温（4—7℃）进行变温处理时，原菌丝变粗，生横隔1—4个，胞壁稍增厚，不产生担孢子等（李，1956）。裸黑粉菌［*Ustilago nuda*（Jens.）Rostr.］在清水中萌发时，往往只产生一根原菌丝，然后变为膝状或桥状的菌丝；但在糖液中萌发时，则形成节状菌丝（Hüttig, 1931）。我们也观察到类似的情况。对于菰黑粉菌来说，问题的关键在于"担子原菌丝"这一性状是否稳定？本文主要报道不同外界因素对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响并讨论菰黑粉菌科的确认问题。

材料和方法

本实验所用菰黑粉菌冬孢子来自南京菜市。先将灰茭中的冬孢子取出，微热使干，经120目/吋铜筛过筛后，装入称量瓶内，称量瓶放入盛有干燥剂的磨口广口瓶中，并保存在2℃冰箱内备用。

孢子萌发都在固体培养基上进行，共采用9种培养基，其名称、成分、pH值及代号见表1。

表1　本实验所用培养基的名称、成分、pH值及代号

代号	名　称	成　分	pH值
1	MPA	麦芽汁，650毫升；马铃薯汁，350毫升；琼脂，17克；KH_2PO_4，5克；$MgSO_4$，3克；蔗糖，10克。	4.5
2	PSA	马铃薯，200克；蔗糖，15克；琼脂，17克；蒸馏水，1000毫升。	6.5
3	CWA	胡萝卜，200克；琼脂，17克；蒸馏水，1000毫升。	5.0
4	BPA	牛肉汁膏，3克；蛋白胨，7克；葡萄糖，10克；琼脂，17克；蒸馏水，1000毫升。	6.5
5	CPK	$NaNO_3$，2克；KH_2PO_4，1克；KCl，0.5克；$MgSO_4$，0.5克；$FeSO_4$，0.01克；蔗糖，30克；琼脂，17克；蒸馏水，1000毫升。	5.5
6	ZMT_2	$MgSO_4$(0.2*M*)，2.5毫升；KH_2PO_4(0.2*M*)，4.5毫升；K_2HPO_4(0.2*M*)，7.5毫升；$CaCl_2$(0.5*M*)，1.5毫升；酒石酸高铁(0.5%)，0.5毫升；$MnSO_4$(0.03*M*)，0.1毫升；$ZnSO_4$(0.009*M*)，2毫升；KCl(0.005*M*)，2毫升；L-天冬素(0.1*M*)，500毫升；硫胺素(0.01*M*)，1毫升；蔗糖，16克；琼脂，17克；加蒸馏水到1000毫升。	6.5
7	RAK	K_2SO_4，0.3克；NH_4NO_3，0.1克；KH_2PO_4，0.1克；$CaCl_2$，0.1克；$MgSO_4$，0.1克；葡萄糖，10克；琼脂，17克；蒸馏水，1000毫升。	5.5
8	TWA	琼脂，18克；自来水，1000毫升。	6.0
9	DWA	琼脂，20克；蒸馏水，1000毫升。	7

孢子萌发实验一般都是先在灭过菌的、直径为7.5—8.0厘米的培养皿内倾入培养基7—9毫升，待凝固后，用灭过菌的毛笔将冬孢子均匀散布于培养基上，然后放入恒温箱内，定期观察记录。测萌发百分率一般计数500个孢子左右。如萌发率过低或不萌发，则镜检20—30个视野（低倍）。为了使时间一致，减少误差，用甲醛固定所要观察的每一同批

材料。每一处理 3 个重复。

温度实验在 6—36℃ 一系列恒温箱内进行。每隔 3 度一个处理，温箱温差一般为 ±0.5℃，所用培养基为 ZMT_2。

氢离子浓度实验用 NaOH 或 HCl 来调节 CPK 培养基的 pH 值而进行的[1]，每隔 pH 0.5 一个处理。酸、碱溶液是在培养基融化后倾入培养皿前才加入的。

光照实验共 4 种处理：① 完全黑暗 24 小时；② 完全光照 24 小时；③ 先黑暗后光照各 12 小时；④ 先光照后黑暗各 12 小时。以上处理分别在 18℃ 和 24℃ 恒温箱内进行。18℃ 温箱内装有 20 瓦水银灯管[2]，照射距离约 25 厘米。24℃ 温箱内为 30 瓦磨光灯泡[3]，距离约 20 厘米。遮光(黑暗处理)用黑色和红色照相材料包装纸各 3 层将培养皿包起来。

需氧实验是采用加氧 ($Na_2O_2 + H_2O$)、除氧 (焦性没食子酸) 和各种不同容积的培养皿以及加盖培养基和盖玻片等方法来进行的。培养皿的缝隙用石蜡封固。

冬孢子存活力实验是将孢子分别贮存在 2℃ 冰箱内和室温下，逐月定期进行萌发实验，观察萌发方式并计算萌发百分率。

实 验 结 果

一、温度对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响

我们用一系列的温度对菰黑粉菌冬孢子进行了萌发实验。结果见表 2、图 2 和图 3。

表 2 菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子在不同温度和时间下的萌发情况(%)*

温度(℃) \ 时间(小时)	8	12	18	24	30	36	48	60	72	84
6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15.2
12	—	—	—	—	—	—	+	34.5	37.6	39.3
15	—	—	—	32.1	57.6	80.5	87.0	90.1	+++	
18	—	—	—	53.0	65.6	88.3	94.2	+++		
21	—	—	27.5	67.1	87.0	93.7	+++			
24	—	—	64.6	78.4	89.2	90.2	+++			
27	—	—	74.1	84.7	88.7	+++				
30	+	25.9	88.4	94.5	+++					
33	—	10.6	44.3	70.4	86.6	+++				
36	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

* 表内"—"：未见萌发；"+"：少数萌发，低于 1%；"+++"：萌发后生长过于繁茂，难于计数。

从表 2 可以看出下面 3 点：① 菰黑粉菌冬孢子成熟后即可萌发(包括以前我们近 20 次的分离实验。余，1962)，看来此菌冬孢子不需要休眠期或生理成熟期；② 冬孢子萌发的温度范围相当广泛，在 84 小时内，9—33℃ 均可萌发，萌发适温范围为 24—33℃；③ 在一定温度范围内，温度愈高萌发愈快，萌发百分率也相应增高。如在 30℃ 下 8 小时便开

1) pH 3.8—9.5 是用天津塑料理化厂所制氢离子浓度比色计来测定，在此范围以外则用捷克 La Chema 厂 pH 试纸测定。

2)、3) 均系可见光，它们在真空中的波长为 4,000—7,700 Å。

始萌发，12 小时萌发率为 25.9%，24 小时达 94.5%。但在 9℃ 下，84 小时萌发率仅 15.2%。33℃ 对萌发已显示出抑制作用。在 6℃ 和 36℃ 下经 84 小时均未见有孢子萌发。

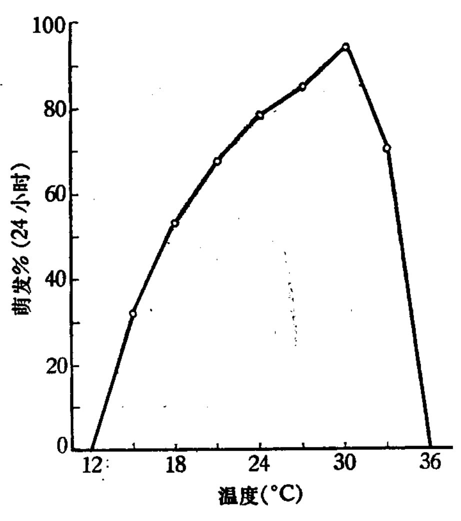


图 2　温度对菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子萌发的影响

如将冬孢子在各种不同温度下经 24 小时后的萌发百分率绘成曲线（图 2），可以看出这一曲线有一个尖锐角度的最适温度（30℃），并向右边倾斜。这表明 24 小时还不是孢子萌发的最适时间。从表 2 的数据分析，30 小时具有较大温度幅度（21—33℃）的较高萌发率（均在 86% 以上），表明在 30 小时左右才是此菌冬孢子萌发的最适时间。

温度对菰黑粉菌冬孢子的萌发，在形态上有一定的影响。在 9—24℃ 时，一般变化不大。但在 27—33℃ 的较高温度下，担子孢子杆的数目就减少，特别是在 33℃ 左右时，一般只产生一个担子孢子杆，并且往往不形成担孢子，仅有极个别的在担子孢子杆顶端产生一个不正常的担孢子（图 3b）。同时这种担子孢子杆内的原生质颗粒变粗，液胞明显增多增大，最后形成多隔（5—9）的担子孢子杆（图 3a）。不过原来短的无隔担子原菌丝，并未改变其基本形态。可见这种具有 5 隔以上的担子孢子杆，既不是担子原菌丝的延长，也有别于在常温下萌发时所产生的担子孢子杆。以上事实表明：高温对菰黑粉菌冬孢子萌发方式虽有一定影响，特别是对担子孢子杆。然而，对短的无隔担子原菌丝来说，却未发现有明显的变化，表明它是一个相当稳定的性状。

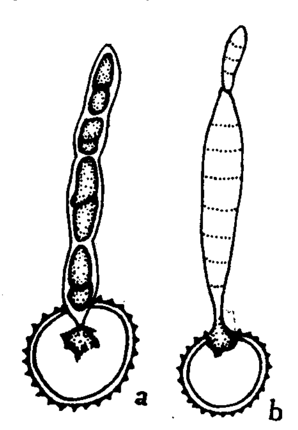


图 3　菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子在高温 (33℃) 下的萌发情况

二、氢离子浓度对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响

前人（李，1956；凌，1940；Fischer 等，1957）的研究表明，培养基的 pH 值对黑粉菌冬孢子的萌发有一定的影响，但并不是萌发的限制因素。因为多数黑粉菌冬孢子能在较广泛的 pH 范围内萌发，一般偏酸对萌发有利。为了明确 pH 值对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响，我们也进行了研究，结果见图 4。

从图 4 可看出：不同 pH 对菰黑粉菌冬孢子的萌发有相当大的影响，但它对 pH 有很大的适应性，在 pH 2.0—11.0 均能萌发，在黑粉菌中是少见的。此菌偏爱酸性，在 pH 3.5—7.0 时，孢子萌发率都相当高。如果从 24℃ 和 30℃ 的情况来看，pH 4.0—5.0 似应视为它的最适萌发 pH 值。但在 18℃、pH 7.0 时，萌发百分率却最高。说明萌发受多方面的因素影响，温度不同时 pH 对萌发的影响也不同，其萌发的最适 pH 也可有明显的变化。

菰黑粉菌冬孢子在酸性培养基中萌发时，形态变化一般都不显著。但是在碱性培养基中，特别是在 pH 8 以上时，却发生了较大的变化，如担孢子数目大大减少；担子孢子杆

变粗，原生质颗粒也变大，液胞增大等等。但是，它的短的无隔担子原菌丝却没有发现有什么改变。

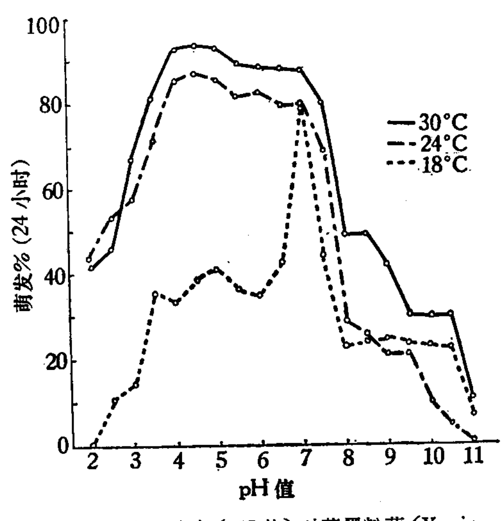


图 4 氢离子浓度（pH 值）对菰黑粉菌（*Yenia esculenta*）冬孢子萌发的影响

三、营养对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响

孢子萌发是真菌个体发育的开始，因此可以将萌发理解为一个生长过程。在这个过程中，有些真菌孢子的萌发需要某种养料或维生素，有的还需要打破休眠的条件或促进生理成熟的因素。我们用了 9 种培养基（表 1），代表不同的营养条件，在 3 种不同的温度（18℃, 24℃, 30℃）下进行萌发实验，结果见图 5。

从图 5 可以总结如下 6 点：①不同营养条件，对菰黑粉菌冬孢子的萌发有相当大的影响。这表明除温度、pH 值和水分等外，还有营养问题。② 在营养问题上，提供能源的糖类似乎起了主要作用。如从 24℃ 时的萌发情况来看，蔗糖和葡萄糖均有利于孢子的萌发。但有两个例外似需加以讨论和说明：(a) 在 CWA 培养基中并未加糖，萌发率却相当高（72.9%），这可用这种培养基中含有胡萝卜（200 克）煮汁（胡萝卜一般含有 4—5% 的蔗糖），来加以解释；(b) 在含蔗糖的 MPA 培养基上，萌发率反而低（15.5%），这可能是由于麦芽汁和马铃薯汁浓度太大的原因。③一般合成培养基（如 ZMT_2, CPK, RAK）和植物煎汁培养基（如 CWA, PSA）的效果都较好。如 ZMT_2 培养基，在 18、24 和 30℃ 3 种温度下 24 小时，萌发率分别为 45.5%、84.3% 和 96.5%。④ 动物煎汁培养基（如 BPA）和缺乏营养的琼脂培养基（如 TWA、DWA）则较差，如用 DWA 培养基在上述 3 种温度下 24 小时，萌发率分别为 10.2%、32.8% 和 77.9%。⑤ 如前所述，在麦芽汁和马铃薯汁的 MPA 培养基上却是一个例外，在上述 3 种温度下的萌发率比其它 8 种培养基都低，18℃ 时的萌发率仅 3.9%，24℃ 时为 15.5%，30℃ 为 22.8%。这种培养基显然有抑制孢子萌发的作用，可能由于培养基浓度太高所致，真实原因有待进一步研究。⑥ 高温似有激发冬孢子萌发的作用，在 30℃ 下 24 小时，除上述 MPA 培养基外（仅 22.8%），其余 8 种培养基的萌发率都相当高，72.6%—96.5%，平均萌发率为 84.83%。

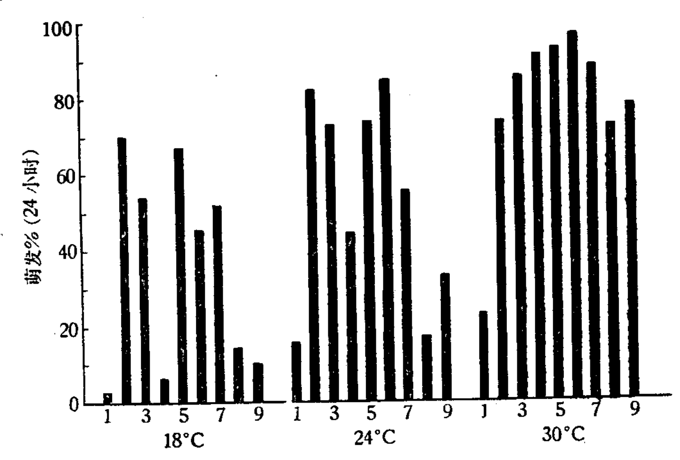


图 5 不同培养基（1—9 为培养基代号）对菰黑粉菌（*Yenia esculenta*）冬孢子萌发的影响

如从实验中冬孢子萌发方式和形态来看，在萌发百分率较高的培养基上，其形态一般都较正常。但是，在萌发百分率较低的培养基（如 BPA，DWA）上，它们在形态学和细胞学上或多或少都发生了一些变化：如担子孢子杆数目减少，大多变为一个。担子孢子杆变得细而长，呈上粗下细的棒形，原生质颗粒变粗，液胞增多，未见有隔膜形成（图 6a）。有的到了后期，原生质有规律地聚集在不同高度的平面上，好象形成了许多隔膜似的，实际上不是真正的隔膜（图 6b）。但是，它们短的无隔担子原菌丝，基本上没有发生变化，这就再一次证明了这个特殊性状的稳定性（图 6）。

此外，菰黑粉菌在动、植物煎汁培养基上萌发时，在萌发率和萌发方式上的差异，说明了此菌作为植物寄生菌在长期的寄生生活过程中，形成了比较喜好植物性养料的生物学特性。

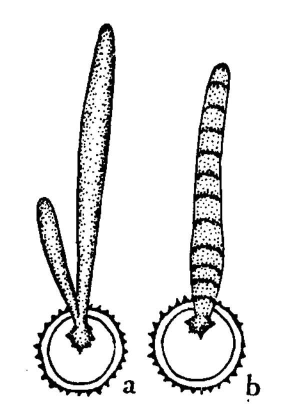


图 6　不同营养条件对菰黑粉菌（*Yenia esculenta*）冬孢子萌发的影响

a. 在 BPA 培养基上；
b. 在 DWA 培养基上。

四、光照与黑暗对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响

光对黑粉菌冬孢子萌发的影响是各种各样的。关于光照对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响，我们的实验结果如图 7。

图 7 表明：菰黑粉菌冬孢子的萌发，同大多数的黑粉菌一样，对光照与黑暗的要求并不严格，在完全光照与完全黑暗的条件下均能萌发。光照与黑暗交替处理，萌发情况与完全光照相仿。

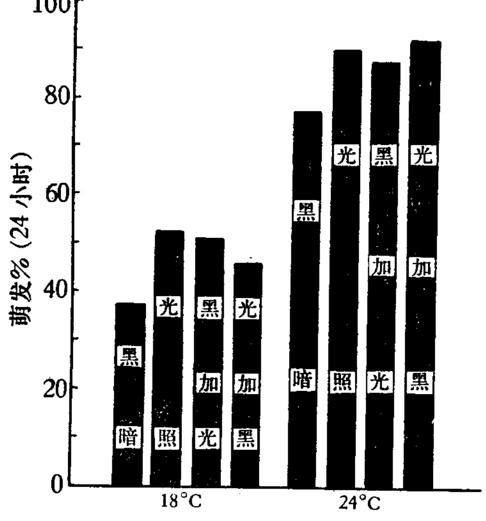


图 7　光照与黑暗对菰黑粉菌（*Yenia esculenta*）冬孢子萌发的影响

但是二者毕竟还是有差异，光照要优于黑暗，表现在两个方面：① 光照比黑暗的萌发率要稍为高一些，在 18℃ 时要高 14.6%，24℃ 时高 12.7%。② 光照有利于担子孢子杆的发育，在完全光照的情况下，担子孢子杆的平均长度为 52.2 微米，而在完全黑暗下的平均长度仅 31.3 微米；光照与黑暗交替处理的情况基本上与完全光照的相似。值得注意的是：在本实验的各种处理中，其短的无隔担子原菌丝基本形态是一致的。

五、氧对菰黑粉菌冬孢子萌发的影响

许多黑粉菌的冬孢子，萌发时都需要氧。关于菰黑粉菌冬孢子萌发时的需氧情况和氧对其萌发的影响，试验结果如表 3。

表 3 的结果表明：菰黑粉菌冬孢子萌发时，对氧的需要量不大，可能溶于培养基水膜中微量的氧就足够了。因为在加盖玻片隔氧和用焦性没食子酸除氧的处理中，萌发率都相当高，而且盖玻片四周与中心的孢子萌发率并无显著差异。实验还表明：过量的氧或纯氧对此菌冬孢子的萌发有抑制作用，因为它的萌发率比任何处理都低，仅 44.3%。

氧对菰黑粉菌冬孢子萌发的方式，没有发现有什么影响如形态的变化。它的短的无隔担子原菌丝基本上是正常的。

表 3 氧 (O_2) 对菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子萌发的影响

不同处理	萌发 %	不同处理	萌发 %
(1) 在容器内加 Na_2O_2 和 H_2O	44.3	(7) 用容积为 76.45 cm^3 培养皿	74.5
(2) 用容积为 783.34 cm^3 培养皿	77.3	(8) 用容积为 37.39 cm^3 培养皿	80.1
(3) 用容积为 413.16 cm^3 培养皿	79.2	(9) 用容积为 24.63 cm^3 培养皿	82.5
(4) 用容积为 348.76 cm^3 培养皿	82.7	(10) 布孢子后，再加一层培养基覆盖	66.6
(5) 用容积为 192.38 cm^3 培养皿	79.4	(11) 布孢子后，加盖玻片覆盖	58.3
(6) 用容积为 173.52 cm^3 培养皿	85.0	(12) 加焦性没食子酸	75.7

六、菰黑粉菌冬孢子的存活力

黑粉菌冬孢子的存活力，同其它真菌一样，往往决定于菌种的遗传性和其它环境因素的影响。关于菰黑粉菌冬孢子存活力的长短问题，我们的初步研究结果如图 8。

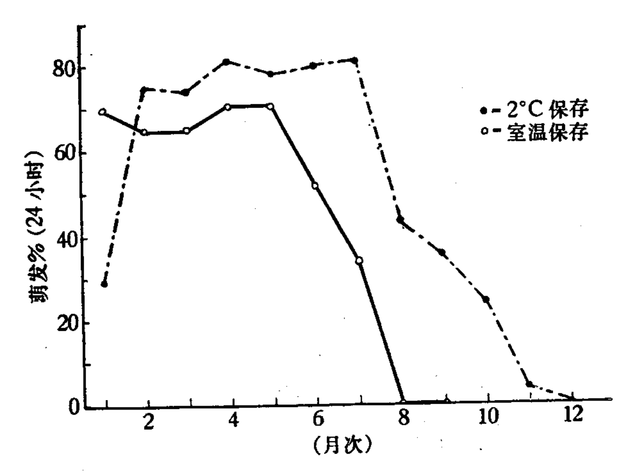


图 8 菰黑粉菌 (*Yenia esculenta*) 冬孢子在低温 (2℃) 和室温下的存活力

从图 8 可看出，菰黑粉菌冬孢子的存活力，在室温条件下 8 个月后 99% 以上的冬孢子便丧失了萌发力；在第 10 个月时，我们检查了 30 个视野的数千个孢子，没有发现有萌发的。在 2℃ 低温下保存时，第 11 个月尚有 3.0% 的孢子能够萌发，但到第 12 个月时，萌发率就不到 1% 了。

讨 论

1. 菰黑粉菌冬孢子萌发的方式和新属新科的确认问题

菰黑粉菌冬孢子萌发的方式：常先生出一个短的无隔担子原菌丝，然后再于其上生 1—4 个具隔孢子原菌丝。根据我们的观察和实验，证明前者是一个相当稳定的性状。刘慎谔 (1949) 以此作为建立新属新科的主要根据。因为黑粉菌目 (Ustilaginales) 的分科，历来都以冬孢子萌发的方式为主要依据。Tulasne (1847) 最先将此目分为黑粉菌科 (Ustilaginaceae) 和腥黑粉菌科 (Tilletiaceae) 两个科。前者的特点主要是原菌丝 (promycelium) 一般由横隔膜分成 4 个细胞，每一个细胞侧生或顶生出一至多个担孢子，担孢子数目不定，一般都可进行芽殖 (图 9a)；后者的原菌丝最初不生横隔，在原菌丝顶端生一簇长形担孢

子，担孢子数目较恒定，一般与原菌丝内细胞核的数目是一致的，多不进行芽殖（图 9c）。这一分科方法，虽有一些缺点，并受到一些人的批评，但是百多年来，仍然得到相当广泛的承认和应用。刘慎谔（1949）根据阎玫玉（1935）对菰黑粉菌的研究，认为此菌兼有上述两科的特点：它最初所产生的、短的无隔担子原菌丝和长形的担孢子与腥黑粉菌科相似；而它的具隔孢子原菌丝（担子孢子秆）和担孢子的芽殖又与黑粉菌科相仿（图 9）。由于这个事实，刘慎谔认为菰黑粉菌是黑粉菌在演化中由腥黑粉菌科到黑粉菌科的过渡类型，而且它的这一性状又相当特殊和稳定。所以，对于菰黑粉菌科的建立，我们认为是合理的。尽管对于他所提出的演化途径和方向我们并不完全同意。

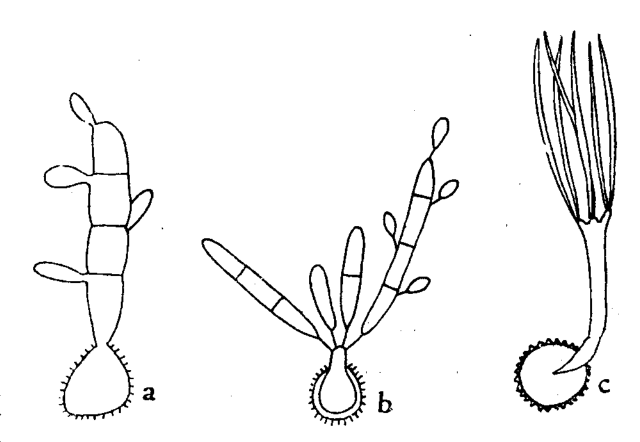


图 9　黑粉菌目（*Ustilagiales*）中各科演化可能途径的示意图

2. 关于黑粉菌目的演化和分科问题

黑粉菌的起源和演化等问题，在现阶段真菌学的知识基础上，尚难作出肯定的结论，因此，对于这一目真菌的分科问题，目前也难以得到合理的解决。我们建议暂用它的生活习性和孢子萌发两方面的性状来推测它从原始到进化类型的演化趋势。（1）生活习性：腐生（营养体为芽殖孢子⟶营养体为真正的菌丝）⟶寄生（菌丝生于寄主细胞内⟶菌丝生于寄主细胞间或以吸器伸入细胞内）。（2）孢子萌发：原菌丝多具横隔，担孢子数量较多、数目不定⟶原菌丝初无横隔，担孢子数量较少、数目较恒定。

现在有不少报告表明在自然界有营纯腐生生活的黑粉菌，如 *Rhodosporidium*（Banno, 1967）、*Leucosporidium*（Fell 等，1969）和 *Tilletiaria*（Bandoni 等，1972）。虽然更多的黑粉菌是植物寄生菌，但是它们绝大多数都能进行人工培养，而且有不少种类能在人工培养基中完成其生活史，即从冬孢子到冬孢子。寄生性的加强首先表现在对寄主杀伤力的减弱，如菌丝不直接穿透寄主细胞，而是在细胞间或以吸器伸入细胞内吸取养料。

具横隔担子的担子菌，一般子实体简单、性状变异性大和担孢子萌发生出次生孢子或分生孢子等特点；如与无隔担子的担子菌的子实体复杂、性状相当稳定和担孢子萌发生芽管等特点相比，显示出有隔担子菌较为原始。正如 Linder（1940）所指出的那样："无隔担子菌是由于在演化中失去隔膜和上、下担子的分化从有隔担子菌演化来的。"如果这种观点真实地反映了担子菌的演化方向和系统发育，那么黑粉菌科就应比菰黑粉菌科原始，而后者又比腥黑粉菌科原始。它们的演化途径可能是：黑粉菌科⟶菰黑粉菌科⟶腥黑粉菌科（图 9）。

以上 3 科还不能全部包括所有黑粉菌冬孢子的萌发方式，随着研究的日益深入，黑粉菌目的分科问题，还会不断改变和更加合理化。

Ciferri（1959）提出，根据分生孢子阶段，将腥黑粉菌科重新划分，他以 *Entylomella* Hohnel（*Entyloma* 的分生孢子阶段）为模式属，建立一新科——叶黑粉菌科（Entylomella-

ceae)。如根据这个分类方法，势必首先将所拟鉴定的标本都使之产生分生孢子后始能进行(因仅少部分在自然界形成分生孢子)。这种分类方法，并不实用，重要的是这种以无性阶段为分类依据的方法，似更难看出它在系统发育上的意义。

Olive (1968) 从大蔗茅 (*Eryanthus giganteus*) 上分离出一种黑粉菌，这种真菌的双核体菌丝具锁状联合和桶状孔隔，在菌丝上形成大的、直立的、腥黑粉菌状的担子，担子顶端产生 5—8 个不射散的无柄担孢子，状似花朵。此菌的单倍体形态与白隐球酵母 [*Cryptococcus albidus* (Saito) Skinner] 相似。根据以上特点，Olive 又在黑粉菌目中建立了一新属 (*Filobasidium* Olive)、一新科 (Filobasidiaceae)。

此外，有人 (如 Alexopoulos, 1962; Bessey, 1950; Martin, 1961; Săvulescu, 1957; 等等) 认为果黑粉菌科 (Graphiolaceae) 的孢子萌发类似黑粉菌，也把它归入黑粉菌目。其实这是一个地位未定的科，它的孢子形成和萌发方式与黑粉菌并不相同。目前一般认为把它放在半知菌中的丛梗孢目 (Moniliales) 较为妥当。

为了鉴定方便起见，有不少研究者主张将所有黑粉菌都合并成一个科，即黑粉菌科 (Cunningham, 1924; Fischer, 1953; Fischer & Holton, 1957; Tubuef, 1897; van Tieghem, 1893)。但是，从系统发育、亲缘关系和真菌演化的观点来考虑，这一分类方法虽有其实用价值，但并不是完善可取的。为了两全其美，在这类专著中，上述两种方法同时并用，可能是受欢迎的。事实上，有不少人已经这样作了(王, 1963; Fischer, 1953; Fischer & Holton, 1957; 等)。

参考文献

王云章，1963: 中国黑粉菌，V + 202 页，图 97。科学出版社，北京。

刘慎谔，1949: Sur L'existance d'une nouvelle famille des Ustilaginales. *Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping*, **6**: 37—47。

李建义，1956: 小麦秆黑粉病菌 (*Urocystis tritici* Kōrn.) 厚垣孢子休眠状态的解除规律，西北农学院学报，**1956** (3): 17—30。

吴耕民、黄佩文，1940: 茭白。浙大园艺，**2**: 48—52。

余永年，1962: 茭白黑粉菌刺激生长物质的研究。植物学报，**10**: 339—350。

阎玫玉，1935: Dexuieme note sur quelques Ustilaginées de Chine. *Contr. Inst. Bot. Nat. Acad. Peiping*, **3**: 5—15。

凌 立，1940: Factors affecting spore germination and growth of *Urocystis occulta* in culture. *Phytopath.* **30**: 579—591。

凌 立，1953: The Ustilaginales of China. *Farlowia*, **4**: 305—351。

Bandoni, R. J. and B. N. Johri, 1972: *Tilletiaria*: a new genus in the Ustilaginales. *Canad. J. Bot.*, **50**:39—43.

Banno, I., 1967: Studies on the sexuality of *Rhodotorula*. *J. Gen. Appl. Microbiol.*, **13**:167—196.

Ciferri, R., 1959: Tentative arrangement of the conidial stage of Tilletiaceae. Omagiu lui Traian Săvulescu (cuprilejul implinirii A 70 De Ani) editura Academiei Republicii Populare Romine, pp. 175—180.

Fell, J. W., A. Slatzell, I. L. Hunter and H. J. Phaff, 1969: *Leucosporidium* gen. n., the heterobasidiomycetous stage of several yeasts of genus *Candida*. *Antonie Leewenhoek*, **35**:433—462.

Fischer, G. W., 1953: Manual of the North American smut fungi. 343 pp. New York. Ronald Press Co.

———— and C. S. Holton, 1957: Biology and control of the smut fungi. 622 pp. New York: Ronald Press Co.

Hennings, P., 1895: Neue und interessante Pilze aus dem Königl. botan. Museum in Berlin. III.

Hedwigia, 34:10—13.
Hori, S., 1907: On *Ustilago esculenta* P. Henn. *Ann. myc.*, 5:150—154.
Hüttig, W., 1931: Über den Einfluss der Temperatur auf die Keimung und Geschlechtsverteilung bei Brandpilzen. *Zeitschr. f. Bot.*, 24:529—557.
Linder, D. H., 1940: Evolution of basidiomycetes and its relation to the terminology of the basidium. *Mycologia*, 32:419—447.
Miyabe, K., 1895: Note on *Ustilago esculenta. Bot. Mag.*, 9:197—198.
Mundkur, B. B. and M. J. Thirmumalachar, 1946: Revisions of and additions to Indian fungi. I. *Mycol. Pap.*, 16:1—27.
Olive, L. S., 1968: An unusual new heterobasidiomycete with *Tilletia*-like basidia. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 84: 261—266.
Săvulescu, T., 1957: Ustilaginalele in Republica Populara Romina. Adad. Republicii Populare Romine, 2 vols. 1168 pp.
Tulasne, L. R. and C. Tulasne, 1847: Mémoire sur les Ustilaginées comparées aux Uredinées. *Ann. Sci. Nat. Bot., Ser.* 3, 7:12—127.

ON THE VALIDATION OF YENIACEAE IN USTILAGINALES

YÜ YUNG-NIEN
(Institute of Microbiology, Academia Sinica)

ABSTRACT

The present study deals with some factors influencing the mode of teliospore germination of *Yenia esculenta* (P. Henn.) Liou (*Ustilago esculenta* P. Henn.) which is parasitic on water bamboo [*Zizania caduciflora* (Turcz.) Hand.-Mazz.]. The hypertrophied, immature smutted shoots of *Z. caduciflora* is used as a delicate vegetable in China.

Factors such as temperature, light, hydrogen-ion concentration, nutrient and oxygen play an important role in spore germination. Evidences have been obtained to show that morphological changes of basidiosporophore (conidio-promycelium) have been observed under some unfavorable conditions e. g., higher temperature, higher hydrogen-ion concentration, poor nutrient, complete darkness, etc. The morphology of the basidio-promycelium, however, remains unaffected. On the basis of this unique character, Liou (1949) proposed to erect a new genus (*Yenia*) for *Ustilago esculenta* and a new family (Yeniaceae) for the order Ustilaginales. According to present study, it seems to the writer that the validation of Yeniaceae is a reasonable and preferable proposal and merits recognition. The evolution and classification of the order are also briefly discussed.